

Régénération, dynamique des populations et dissémination d'un palmier de Guyane française : *Jessenia bataua* (Mart.) Burret subsp. *oligocarpa* (Griseb. & H. Wendl.) Balick

P. SIST & H. PUIG

Résumé : Les résultats présentés concernent la régénération et la dynamique de la population d'un palmier de la forêt guyanaise *Jessenia bataua* subsp. *oligocarpa*. Son choix s'appuie sur trois arguments : il illustre clairement les stratégies de régénération des palmiers guyanais ; sa croissance et la structure sont directement dépendantes de l'intensité lumineuse ; enfin, il permet de souligner l'importance de l'adaptation écologique du fruit pour sa dissémination. Ce palmier, avant d'être adulte, présente trois stades : la plantule, les stades juvéniles 1 et 2. La distribution de l'espèce montre une répartition uniforme avec tendance au grégarisme pour les plantules. La population de *Jessenia* étudiée présente une stratégie qui s'apparente au type r ; un très faible nombre d'adultes, par rapport aux plantules, assure le maintien de la population. L'intensité lumineuse est le facteur déterminant, non seulement de la croissance (stades d'attente) mais aussi de la structure de la population. 3 % des fleurs produisent des fruits, disséminés par les animaux, notamment des oiseaux (toucans, maraîles, perroquets, amazones) qui consomment le mésocarpe pulpeux, régurgitent la graine et la disséminent.

Summary : The results presented deal with the regeneration and population dynamics of *Jessenia bataua* subsp. *oligocarpa*, a palm of the rain forest in French Guyana. This species has been chosen for three main reasons : it clearly exemplifies the regeneration strategies of guyanain palms ; its growth and population structure are directly controlled by light intensity ; and finally it emphasizes the ecological adaptation of the fruit concerning its dissemination. Before the adult stage, this palm presents three phases : the seedling, and juvenile stage 1 and 2. The distribution is uniform and the seedlings are often gregarious. The population strategy is of the r type and very few adults maintain the population. Light intensity is the deciding factor for growth (waiting stages) and population structure. 3 % of the flowers produce fruits which are disseminated by animals such as birds (toucan, maray, parrots) ; these birds feed on juicy mesocarp and regurgitate the seed which is thus disseminated.

Plinio Sist et Henri Puig, Laboratoire de Botanique tropicale, Université de Paris VI, 12, rue Cuvier, 75005 Paris, France.

INTRODUCTION

Les palmiers guyanais ont été étudiés du point de vue de leur systématique et de leur écologie (DE GRANVILLE, 1974, 1975, 1977, 1978, 1984 ; KAHN, 1983). La régénération naturelle et la dynamique des populations des palmiers guyanais n'avaient pas encore été envisagées. L'objet principal de notre travail était donc de tenter de mettre en évidence les stratégies de

régénération de quelques populations de palmiers, en forêt primaire, ainsi que leur comportement démographique (SIST, 1985).

Dans une première étape, l'étude de la régénération naturelle passe par la comparaison des conditions optimales requises pour la germination des graines. En effet, la présence ou l'absence, et la densité d'une population de plantules ne dépendent pas uniquement de la viabilité de la graine mais aussi de facteurs écologiques (intensité lumineuse, hydromorphie du sol) qu'elle rencontre (HARPER, 1977). Un autre aspect, tout aussi important à considérer dans les phénomènes de régénération et de dynamique des populations végétales est le rôle des animaux dans la dispersion des diaspores (JANZEN, 1970). Les fruits de palmiers, selon leur texture, constituent une source d'alimentation pour une faune diversifiée de rongeurs et d'oiseaux.

Parmi les principaux travaux concernant la biologie, le comportement et les régimes alimentaires des rongeurs en Amérique du Sud on doit citer ceux de HEANEY & THORINGTON (1978) puis GLANZ et al. (1983) sur l'écureuil *Sciurus granatensis*, SMYTHE (1978) sur l'agouti *Dasyprocta punctata*, ceux de KILTIE (1981) sur le pécarri *Tayassu pecari*, ceux de CHARLES-DOMINIQUE et al. (1981) sur les arboricoles nocturnes guyanais, enfin ceux de GUILLOTIN (1981) sur les rongeurs forestiers guyanais. La dynamique des populations végétales tropicales ne s'est développée que ces seize dernières années, notamment grâce aux travaux de WHITE & HARPER (1970), SARUKHAN & HARPER (1973), SARUKHAN & GADGIL (1974), HARPER (1977), SILVERSTOWN (1982), DIRZO & SARUKHAN (1984).

Certains auteurs se sont particulièrement intéressés à la démographie de quelques espèces de palmiers : BANNISTER (1970) et VAN VALEN (1975) sur *Euterpe oleracea* à Puerto Rico; BROWN (1976) sur *Sabal palmeto* en Floride; SARUKHAN (1978) sur *Astrocaryum mexicanum* au Mexique; BULLOCK (1980) sur *Podococcus barteri* au Cameroun; enfin SAVAGE & ASHTON (1983) sur cinq espèces endémiques des Seychelles.

Ces études ont montré que toutes les espèces étudiées montraient une stratégie de type r, stratégie qui correspond à des populations connaissant un taux de mortalité élevée dans les stades juvéniles.

Bien que cinq espèces aient été étudiées nous n'exposons ici que les résultats concernant une seule espèce : *Jessenia bataua* subsp. *oligocarpa*. Ce choix est fondé sur les raisons suivantes : d'abord l'espèce choisie illustre clairement les stratégies démographiques et de régénération observées chez les *Arecaceae*. De plus, le développement de ce palmier étant inféodé à l'intensité lumineuse reçue, nous voulions montrer l'influence de l'intensité lumineuse sur la structure de la population. Ensuite, cette espèce est un bon exemple des relations entre les fruits et les animaux consommateurs-disséminateurs des diaspores. Enfin, ce palmier est un arbre fruitier dont la culture peut être envisagée en Guyane ou dans un autre pays tropical. Un de nos objectifs est de souligner l'importance du rôle joué par ces animaux dans la dissémination des diaspores qui détermine, par voie de conséquence, la répartition spatiale des plantules dans l'écosystème forestier guyanais.

SITE D'ÉTUDE

LOCALISATION

Nos travaux ont été réalisés en Guyane française sur la piste de Saint-Élie (Fig. 1) au cœur du dispositif expérimental ECEREX (= ÉCologie, ÉROsion, EXpérimentation; cf. LESCURE et al., 1983), où ont été réalisés de nombreuses études sur les sols (BOULET, 1978), la production de litière (PUIG, 1979), la diversité floristique (PUIG & LESCURE, 1981), la phytomasse épigée (LESCURE et al., 1983), la phénologie de la fructification et la dissémination des diaspores (SABATIER, 1983), la végétation secondaire (PRÉVOST, 1981), la régénération (DE FORESTA, 1981), les chablis (RIERA, 1983).

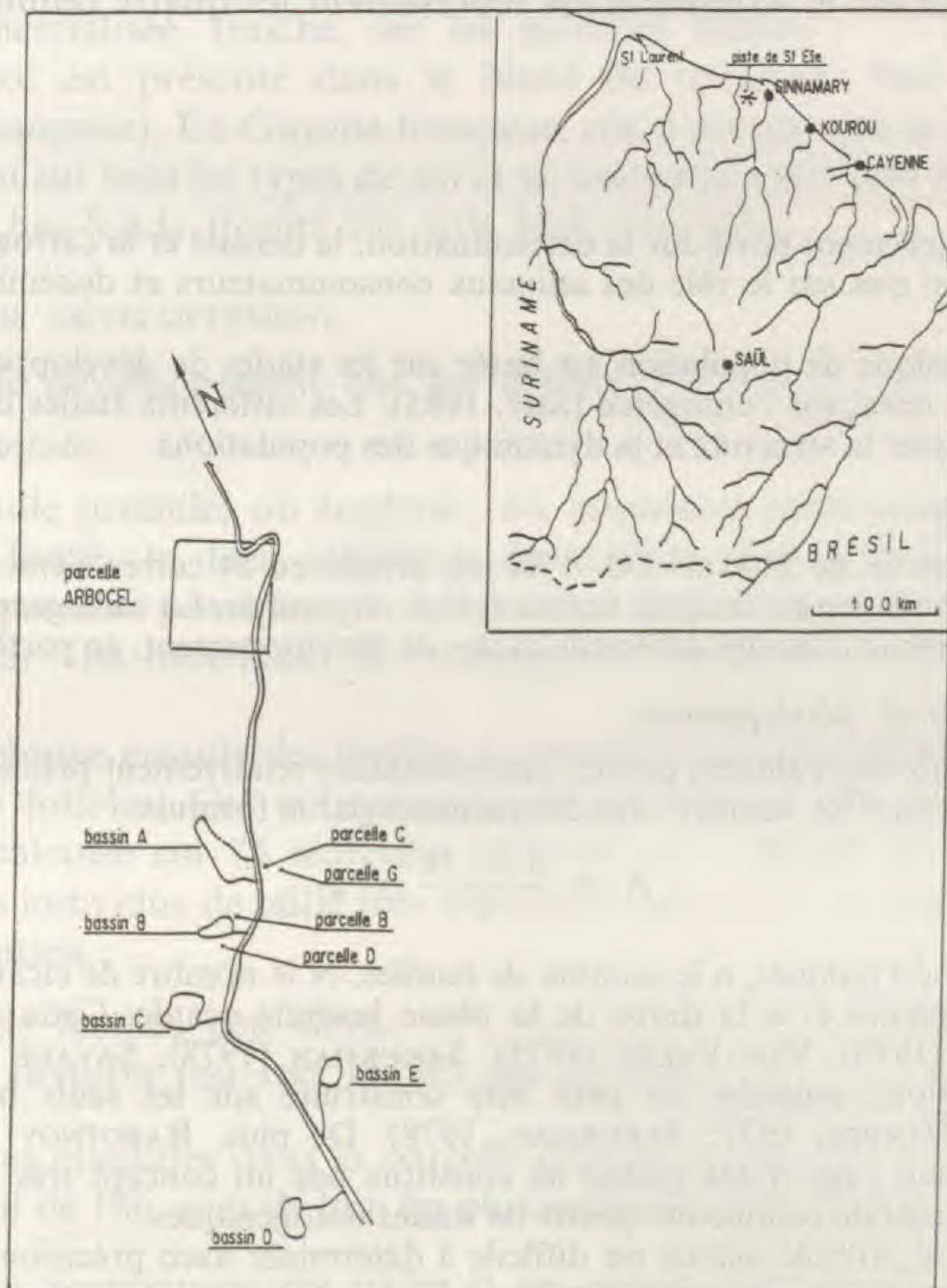


Fig. 1. — Localisation de la zone d'étude.

CLIMAT

Le climat de la Guyane est de type équatorial présentant une saison sèche d'environ trois mois (d'août à novembre), et une saison des pluies sur les 9 mois restant. La saison des pluies

peut être interrompue en février ou mars par une courte saison sèche plus ou moins marquée selon les années, appelée dans le pays « petit été de mars ». La pluviométrie moyenne annuelle, calculée sur six ans (1977-1982) au PK 16 de la Piste de Saint-Élie (relevés CTFT) est de 3238 mm, le nombre de journées de pluies variant de 250 à 300 selon les années.

FLORE ET VÉGÉTATION

La dition est totalement recouverte de forêt dense humide relativement peu perturbée. En ce qui concerne les arbres dont le DBH (diamètre à hauteur de poitrine) est supérieur à 20 cm de diamètre, leurs effectifs se rattachent principalement à trois familles : *Lecythidaceae* (26 %), *Caesalpinaceae* (22 %) et *Chrysobalanaceae* (12 %) soit 60 % de l'effectif total (LESCURE, 1981). Pour les petits arbres du sous-bois (DBH compris entre 5 et 10 cm), les *Violaceae*, *Annonaceae*, *Euphorbiaceae* et *Myristicaceae* représentent les quatre familles principales (PUIG & LESCURE, 1981).

MÉTHODOLOGIE

Cette étude a essentiellement porté sur la détermination, la densité et la cartographie des plantules et des formes juvéniles ainsi que sur le rôle des animaux consommateurs et disséminateurs de fruits et de graines de ce palmier.

L'étude de la dynamique de population est basée sur les stades de développement définis selon des critères morphologiques retraçant l'ontogénie (SIST, 1985). Les différents stades de développement ainsi définis ont permis d'analyser la structure et la dynamique des populations.

Choix d'une parcelle

Une parcelle, appelée G, de 2400 m² (30 × 80 m), divisée en 24 carrés élémentaires de 100 m² a été choisie en raison de l'abondance en *Jessenia bataua* subsp. *oligocarpa*. La cartographie de chaque individu a permis de visualiser la répartition des différents stades de développement, en particulier des plantules.

A propos des stades de développement

Le mode de croissance des palmiers permet une estimation relativement précise de l'âge des individus (CORNER, 1966). On peut en effet, estimer l'âge des palmiers par la formule

$$A = \frac{n + N}{t} + a$$

dans laquelle A est l'âge du palmier, n le nombre de feuilles, N le nombre de cicatrices foliaires, t le taux annuel de production foliaire et a la durée de la phase juvénile acaule. Cette méthode fut largement utilisée par BANNISTER (1970), VAN VALEN (1975), SARUKHAN (1978), SAVAGE & ASHTON (1983). La dynamique des populations végétales ne peut être construite sur les seuls modèles créés pour les populations animales (HARPER, 1977; SARUKHAN, 1978). De plus, RABOTNOV (1964, 1978) et l'école soviétique considèrent que l'âge d'une plante ne constitue pas un concept très significatif et préfèrent décrire une population végétale comme un spectre de stades ontogéniques.

La durée de la phase juvénile acaule est difficile à déterminer avec précision car elle varie selon les milieux. Certaines espèces peuvent présenter des phases de latence plus ou moins prolongées, se manifestant par l'arrêt de croissance du stipe (*Oenocarpus oligocarpa*, DE GRANVILLE, 1978). Deux individus de même taille peuvent avoir des âges très différents. Pour l'espèce étudiée, nous avons donc défini des stades de développement apparaissant au cours de l'ontogénie. Les critères utilisés sont essentiellement morphologiques :

- degré de division des feuilles;
- longueur et nombre de feuilles de la couronne;
- hauteur du stipe.

La dissémination

L'étude de la dissémination a consisté à observer le comportement des animaux consommateurs sous un adulte en fruit. L'observation continue pendant cinq jours a permis d'estimer la consommation journalière (comptage des animaux et des endocarpes consommés) et de connaître la place de chaque consommateur dans le transport et la consommation des fruits. Enfin, la cartographie des plantules de ce même palmier a été réalisée sur 400 m² (20 × 20 m).

RÉSULTATS

Jessenia bataua subsp. *oligocarpa*, appelé localement « patawa », est un palmier du modèle architectural de Corner. Son stipe de 20 cm de diamètre peut atteindre de 20 à 30 m de hauteur. Les feuilles adultes, de 6 à 9 m de longueur, possèdent 83 à 91 paires de folioles disposées dans un même plan. Les fruits de 2 à 3 cm de diamètre à mésocarpe pulpeux et endocarpe fibreux, sont consommés par les populations indigènes qui en extraient une boisson au goût chocolaté, très prisée, et commercialisée, fraîche, sur les marchés locaux.

Cette sous-espèce est présente dans le Nord du continent Sud américain (Guyana, Suriname, Guyane française). En Guyane française, elle n'occupe que la moitié Nord du pays. Ce palmier est présent sur tous les types de sol et se rencontre aussi bien dans les forêts de terre ferme que dans les bas-fonds (forêts sur sols hydromorphes).

1. LES STADES DE DÉVELOPPEMENT.

Quatre stades de développement ont été définis :

— *Le stade plantule.*

La première feuille juvénile, ou éophylle, est largement échancrée au sommet. La face supérieure est vert foncé, la face inférieure blanchâtre. Les individus à feuilles bifides inventoriés dans la parcelle possèdent 1 à 3 feuilles d'une longueur moyenne de 61,50 cm (moyenne calculée sur 186 individus; m = longueur minimale = 25 cm, M = longueur maximale = 113 cm).

La plantule développe ensuite des feuilles quadrifides qui correspondent à l'apparition de la première paire de folioles. Ces individus possèdent entre 2 et 4 feuilles d'une longueur moyenne de 98 cm (calculée sur 75 individus présents, m = 80 cm, M = 150 cm). Ce stade plantule regroupe des individus de taille très différente mais ayant en commun deux caractères morphologiques essentiels :

- un nombre de feuilles peu élevé;
- l'absence de division (ou très faible) des feuilles.

L'effectif total des plantules dans la parcelle étudiée est de 261 individus, ceux à feuilles bifides, avec un effectif de 186, sont de loin les plus nombreux (cf. Tableau 1).

TABLEAU 1 : Effectifs et pourcentages des stades et des classes de la population de *Jessenia bataua* subsp. *oligocarpa* (N : effectif; N tot. : effectif total).

STADES	Plantules		Juvéniles 1				Juvéniles 2	Adultes
CLASSES	F2	F4	I	II	III	IV	—	—
N	186	75	72	22	15	13	12	1
N tot.	261		125				12	1
%	65,42		31,33				3	0,25

— Le stade juvénile 1 : J1.

Il regroupe des individus acaules possédant 3 à 5 feuilles d'une longueur comprise entre 1,30 et 6 m. Le nombre de paires de folioles augmente avec la longueur de la feuille. Il existe d'ailleurs une forte corrélation entre ces deux caractères ($r = 0.923$, corrélation significative à $P = 1\%$; cf. Fig. 2).

La division du stade J1, selon la longueur des feuilles, en 4 classes (I = 1,30 à 2,50 m; II = 2,51 à 3,50 m; III = 3,51 à 4,50 m; IV = 4,51 à 6 m), montre que la classe I présente l'effectif le plus élevé avec 72 individus soit 58,53 % des individus du stade J1 (cf. Tableau 1).

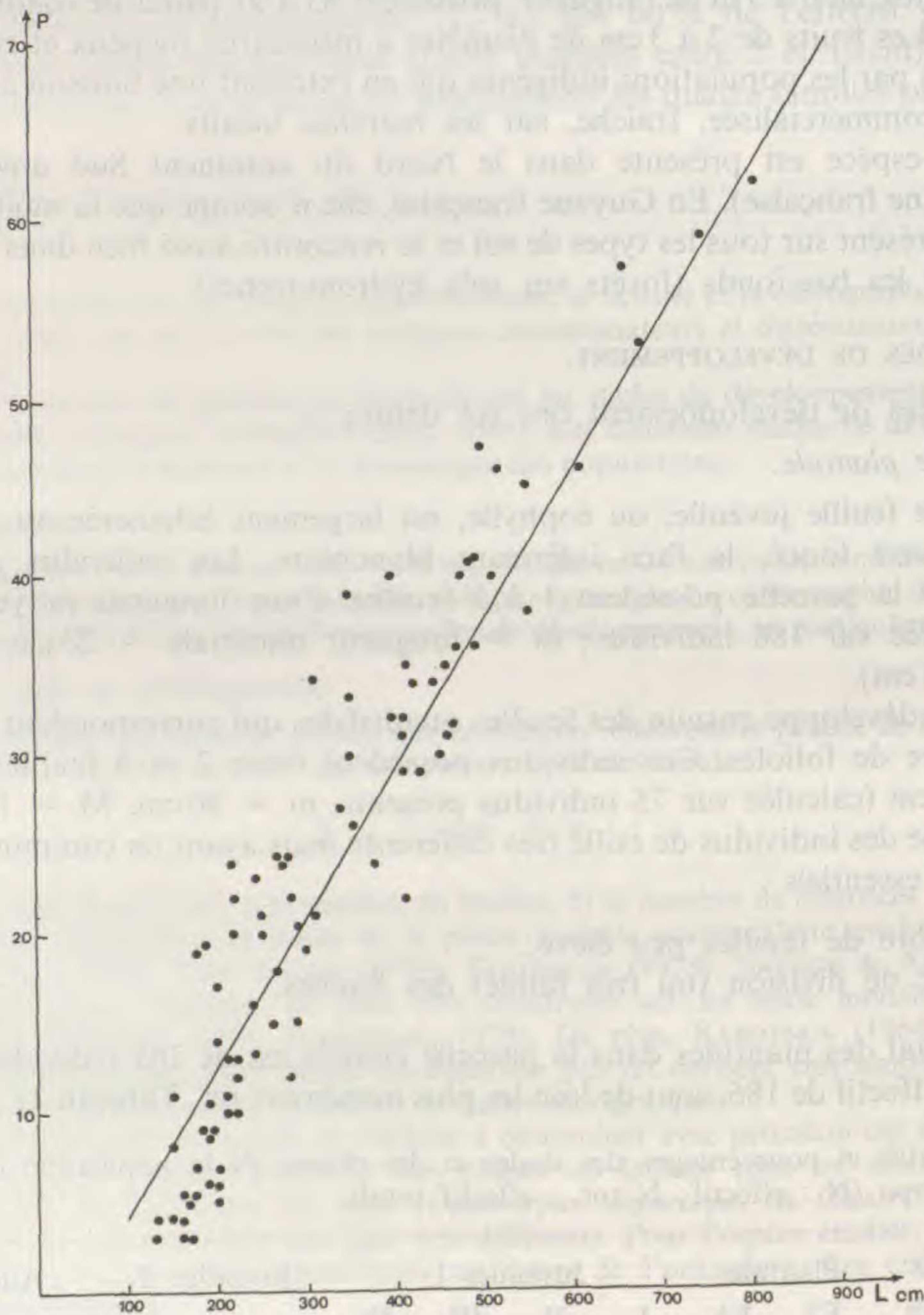


Fig. 2. — Corrélations entre le nombre de folioles et la moyenne des feuilles des individus aux stades juvéniles J1 et J2 chez *Jessenia bataua* subsp. *oligocarpa*. $N = 134$; $r = 0,923$. Équation de la droite de régression : $Y = 0,082 X - 3,99$ ($Y =$ paire de folioles; $X =$ longueur de la feuille en cm).

Dans la parcelle, 125 individus appartiennent à ce stade. Trois individus possédaient des feuilles divisées (4, 5 et 9 paires de folioles) de 80 cm de longueur. Il s'agit d'individus ayant reçu un traumatisme (branche tombée sur la couronne foliaire) du méristème apical. Ces trois cas particuliers n'ont pas été comptabilisés.

— *Le stade juvénile 2 : J2.*

Il correspond aux palmiers ayant de 5 à 8 feuilles d'une longueur supérieure à 6 m. Les individus restent acaules ou développent un stipe de faible hauteur (3 à 6 m). Ce stade se distingue du précédent par le fait qu'il représente des adultes potentiels en phase de latence : leur surface foliaire est maximale et ne s'accroîtra plus. L'intensité lumineuse du sous-bois est trop faible pour leur permettre de former un stipe de plus de quelques mètres. Par contre si un chablis se produit, l'énergie lumineuse dont ils bénéficieront dans ce cas leur permettra d'initier une nouvelle phase de croissance en hauteur. Du fait de cette croissance en palier, liée aux

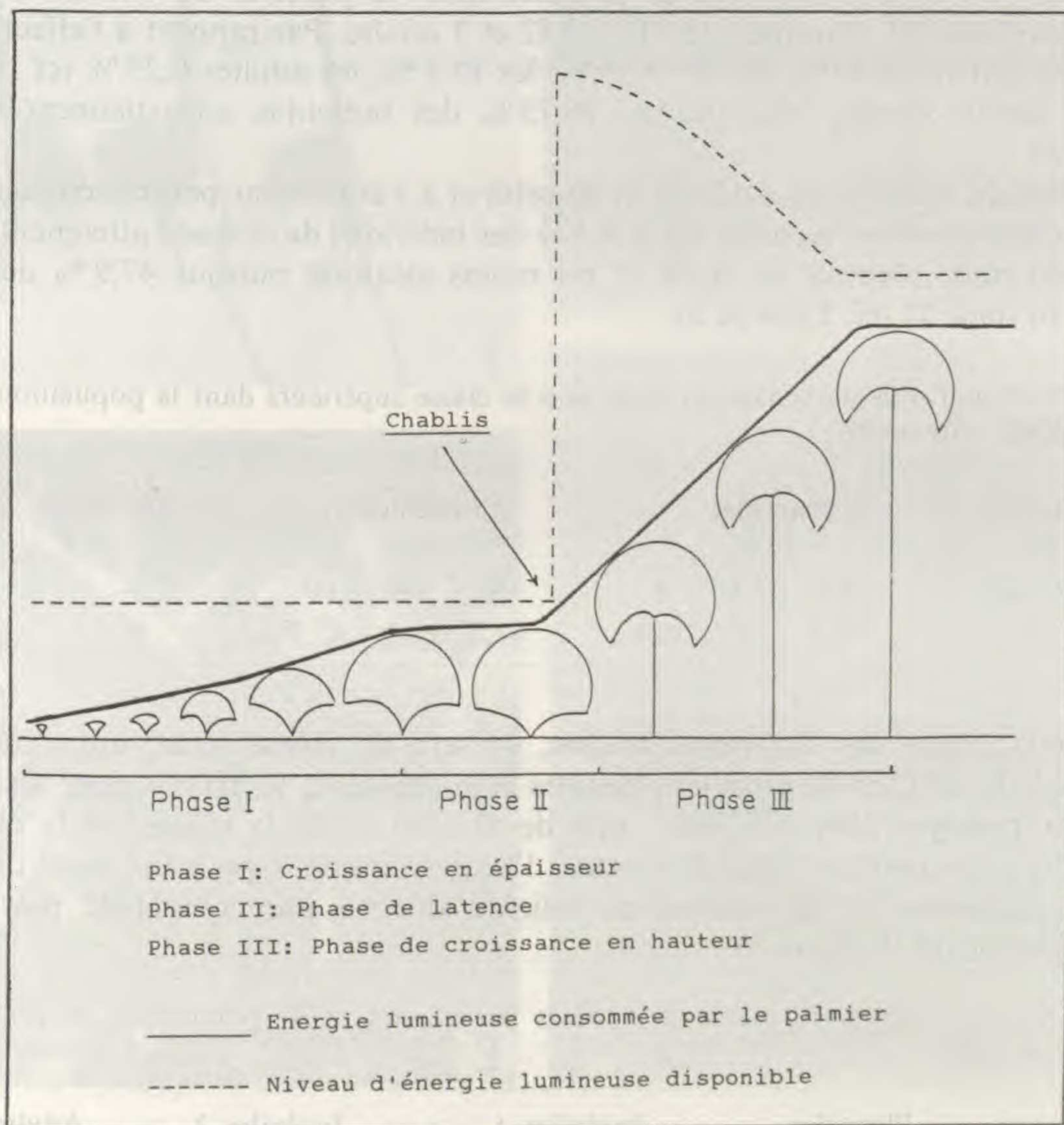


Fig. 3. — Représentation schématique du développement de *Jessenia bataua* subsp. *oligocarpa* et courbe bioénergétique de sa croissance (d'après DE GRANVILLE, 1978).

niveaux d'énergie lumineuse, deux individus adultes peuvent être plus jeunes que des palmiers bloqués au stade J2.

Nos observations sur *Jessenia bataua* confirment celles de DE GRANVILLE sur les phénomènes de croissance d'une espèce très proche, *Oenocarpus bacaba*, phénomènes qu'il généralise à d'autres palmiers du modèle de Corner et que nous corroborons ici (Fig. 3).

L'effectif des juvéniles 2 dans la parcelle est de 12 individus.

— *Le stade adulte.*

Ce sont les individus ayant acquis leur maturité sexuelle. Leur stipe, d'une hauteur comprise entre 20 et 30 m, atteint souvent la voûte. Les individus peu stipités, n'ayant pas produit d'inflorescence, sont immatures et appartiennent donc au stade J2.

2. DÉMOGRAPHIE ET STRATÉGIE DE RÉGÉNÉRATION.

La population de *Jessenia* étudiée présente dans la parcelle un effectif total de 399 individus répartis en 261 plantules, 125 J1, 12 J2 et 1 adulte. Par rapport à l'effectif total, les plantules représentent 65,42 %, les J1 31,33 %, les J2 3 %, les adultes 0,25 % (cf. Tableau 1). Malgré une densité élevée, 1662 ind/ha, 96,75 % des individus appartiennent aux stades plantules ou J1.

Le passage du stade J1 au stade J2 et de celui-ci à l'arbre sont particulièrement difficiles puisque seulement et respectivement 9,6 et 8,3 % des individus de ce stade atteignent le suivant. Le passage du stade plantule au stade J1 est moins aléatoire puisque 47,9 % des plantules parviennent au stade J1 (cf. Tableau 2).

TABLEAU 2 : % d'individus parvenant au stade et à la classe supérieurs dans la population de *Jessenia bataua* subsp. *oligocarpa*.

STADES	Plantules			Juvéniles 1			Juvéniles 2
%	47,9			9,6			8,3
CLASSES	F2	F4	I	II	III	IV	—
%	40,3	96	30,5	81,2	61,1	92,3	8,3

En tenant compte des différentes classes, au sein du même stade, individus à feuilles bifides et quadrifides (f2 et f4) pour les plantules et les classes I, II, III, IV pour les juvéniles 1, on note deux passages plus difficiles : celui de f2 à f4 et de la classe I à la classe II (cf. Tableau 2). Ils correspondent respectivement à l'acquisition de la première paire de folioles et à une nette augmentation du nombre de folioles, donc à une complexité morphologique foliaire plus grande (cf. Tableau 3).

TABLEAU 3 : Nombre moyen de paires de folioles par classes de la population de *Jessenia bataua* subsp. *oligocarpa*.

STADES	Plantules			Juvéniles 1				Juvéniles 2	Adultes
CLASSES	F2	F4	I	II	III	IV	—	—	
N	0	1	9	24	29	36	55	87	

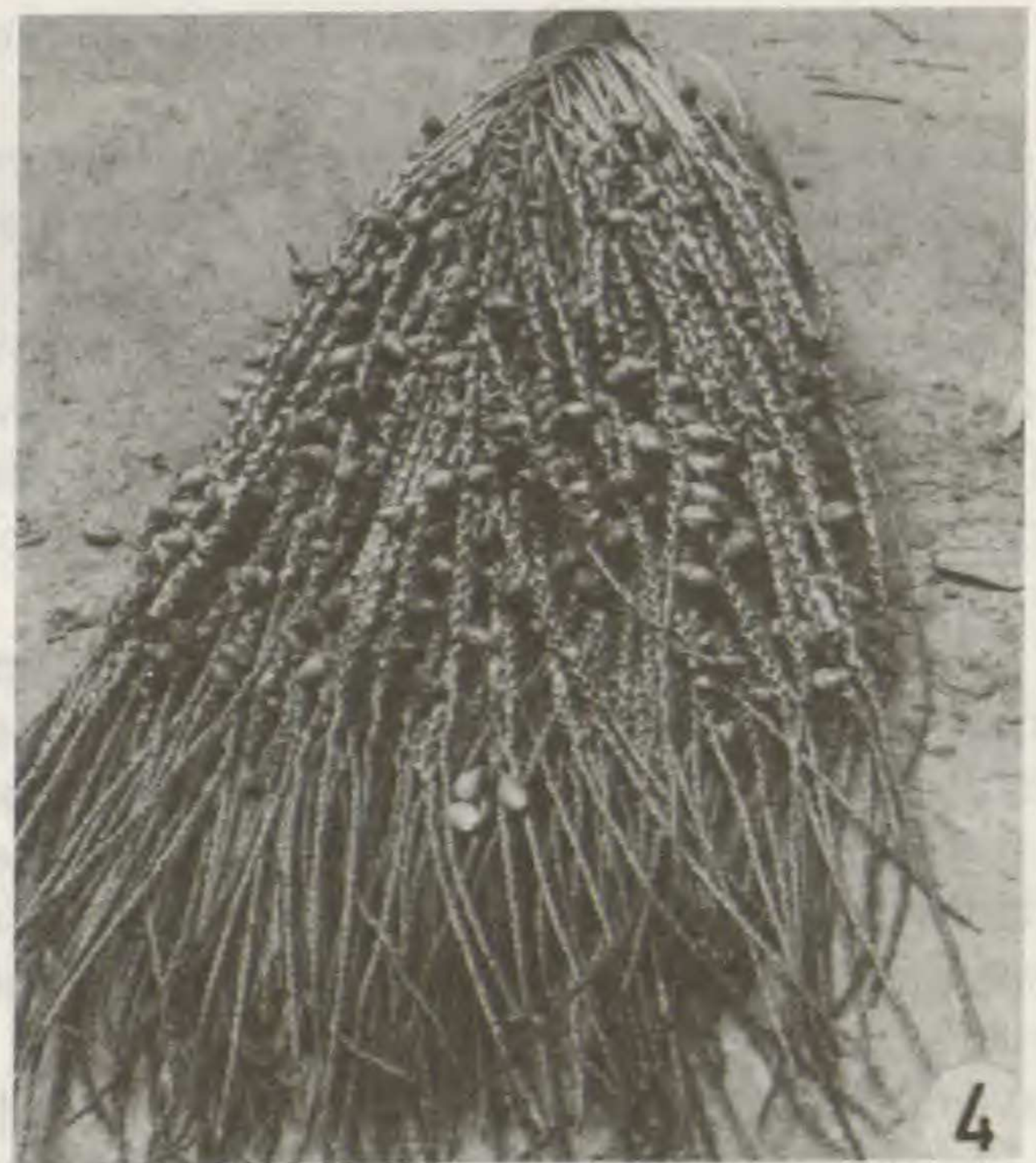
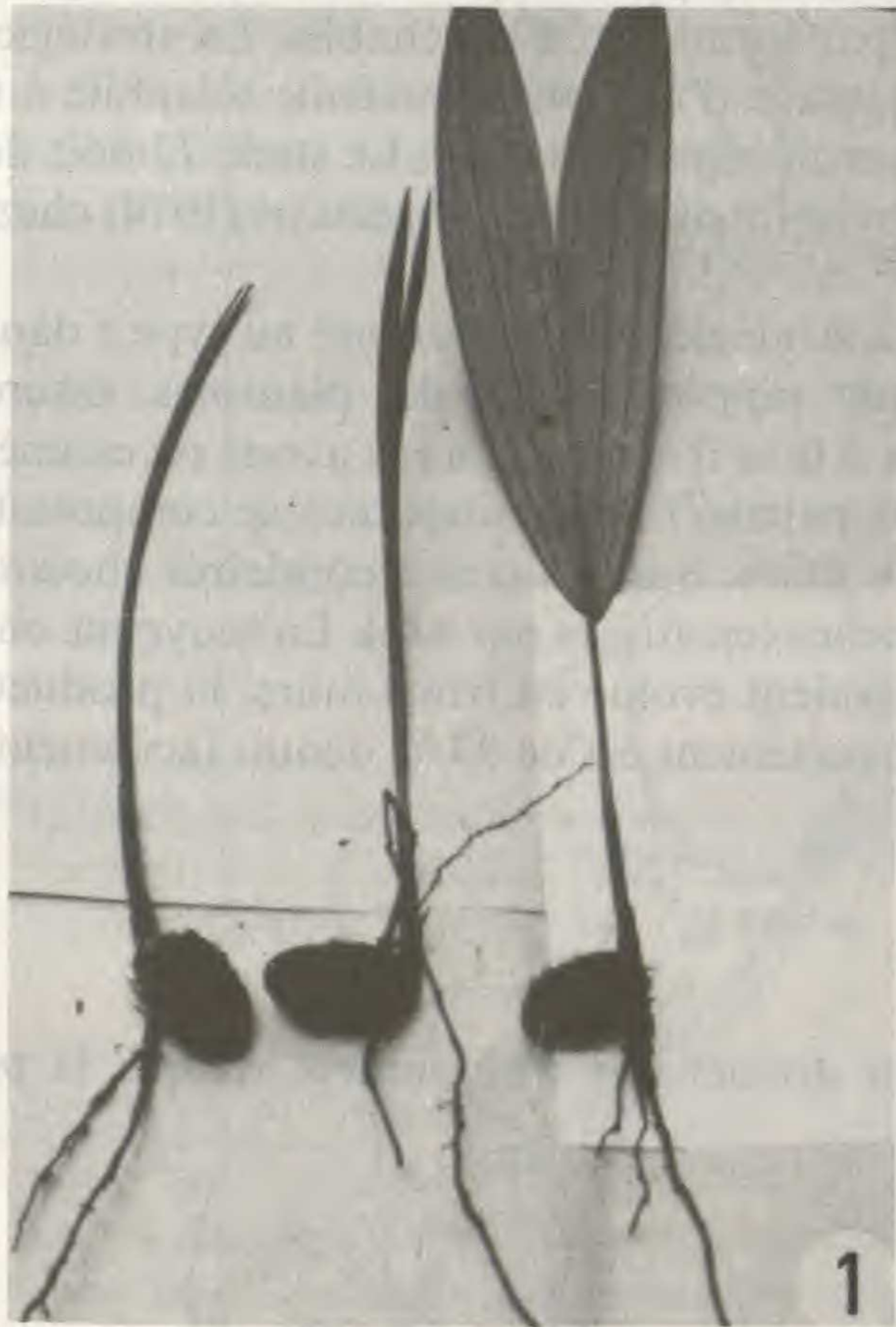


Fig. 4. — *Jessenia bataua* subsp. *oligocarpa* : 1, 2, jeunes plantules à faible degré de division des feuilles ; 3, germinations in situ ; 4, infrutescence montrant le taux élevé d'avortement.

Jusqu'au J2, les juvéniles se contentent de conditions lumineuses du sous-bois pour assurer leur croissance. Pour atteindre le stade adulte, ils nécessitent par contre un changement des conditions mésologiques : l'apport de lumière par formation d'un chablis. La stratégie de régénération de cette espèce se caractérise par le passage d'une phase juvénile sciaphile à une phase héliophile, seule susceptible de permettre l'accroissement du stipe. Le stade J2 doit donc être considéré comme une phase homéostatique provisoire décrite par OLDEMAN (1974) chez les arbres d'avenir.

La population de *Jessenia* étudiée présente une stratégie qui s'apparente au type r dans la mesure où seul un très faible nombre d'adultes, par rapport à celui des plantules, assure le maintien de la population. A partir d'individus pris à titre d'exemple, nous avons pu estimer la production de fruits (cf. Fig. 4, 4, infrutescence du palmier). L'infrutescence se composait de 247 axes florifères portant effectivement 752 fruits mûrs. Sur 25 axes secondaires choisis au hasard, nous avons compté le nombre de fleurs femelles (cicatrices par axe). La moyenne en est de 101 fleurs par axe. Si toutes les fleurs femelles avaient évolué en fruits mûrs, la production aurait été de 24.947 fruits (101×247). Le taux d'avortement est de 97 % déduit facilement du calcul :

$$1 - \frac{752}{24947} = 97\%$$

Le fait que 3 % seulement des fleurs puissent donner des fruits mûrs, indique la perte importante au niveau de la production de fruits.

3. RÉPARTITION SPATIALE ET CARTOGRAPHIE.

Les effectifs élevés de la parcelle permettent une analyse qualitative et quantitative. La répartition des individus composant la population est mieux comprise si l'on analyse la distribution de chaque stade de développement.

Les plantules ont une distribution agrégative (test d'ajustement à une loi de Poisson $S^2/x = 20,57$ significatif à $p = 5\%$) alors que les juvéniles suivent une distribution aléatoire ($S^2/x = 1,30$; $n = 50$; $p = 5\%$). Enfin, la population prise dans son ensemble présente une distribution agrégative ($S^2/x = 11,44$; $n = 50$; $p = 5\%$) qui est donc uniquement due à la distribution groupée des plantules.

La cartographie fait ressortir, en premier lieu, 3 îlots de plantules (cf. Fig. 5, A, B, C). Le groupe A est composé en majorité d'individus à feuilles quadrifides (33/50 soit 66 % de l'effectif total). Le groupe B compte 35 plantules à feuilles bifides (81,4 % de l'effectif, total = 43) et 8 à feuilles quadrifides. Ces deux groupes proviennent de la germination des graines produites par le stipe couché au sol et déjà mort au moment de l'observation. Enfin le troisième ensemble C, situé au pied du producteur est constitué de très jeunes plantules dont la première feuille, encore unique, sort à peine de la gaine (Fig. 4, 3). Les groupes de plantules reçoivent respectivement 1,6 %, 2,7 %, 1,8 % de l'intensité lumineuse de plein découvert.

Les individus au stade J2 ont été numérotés de 1 à 12 afin de mettre en évidence les relations pouvant exister entre leur position et l'énergie lumineuse reçue. Les individus numérotés de 1 à 8 se situent près de troncs couchés au sol ou de souches mortes, donc au sein d'anciens chablis (Fig. 5). Seul l'individu n° 3 a pu initier une phase de croissance en hauteur;

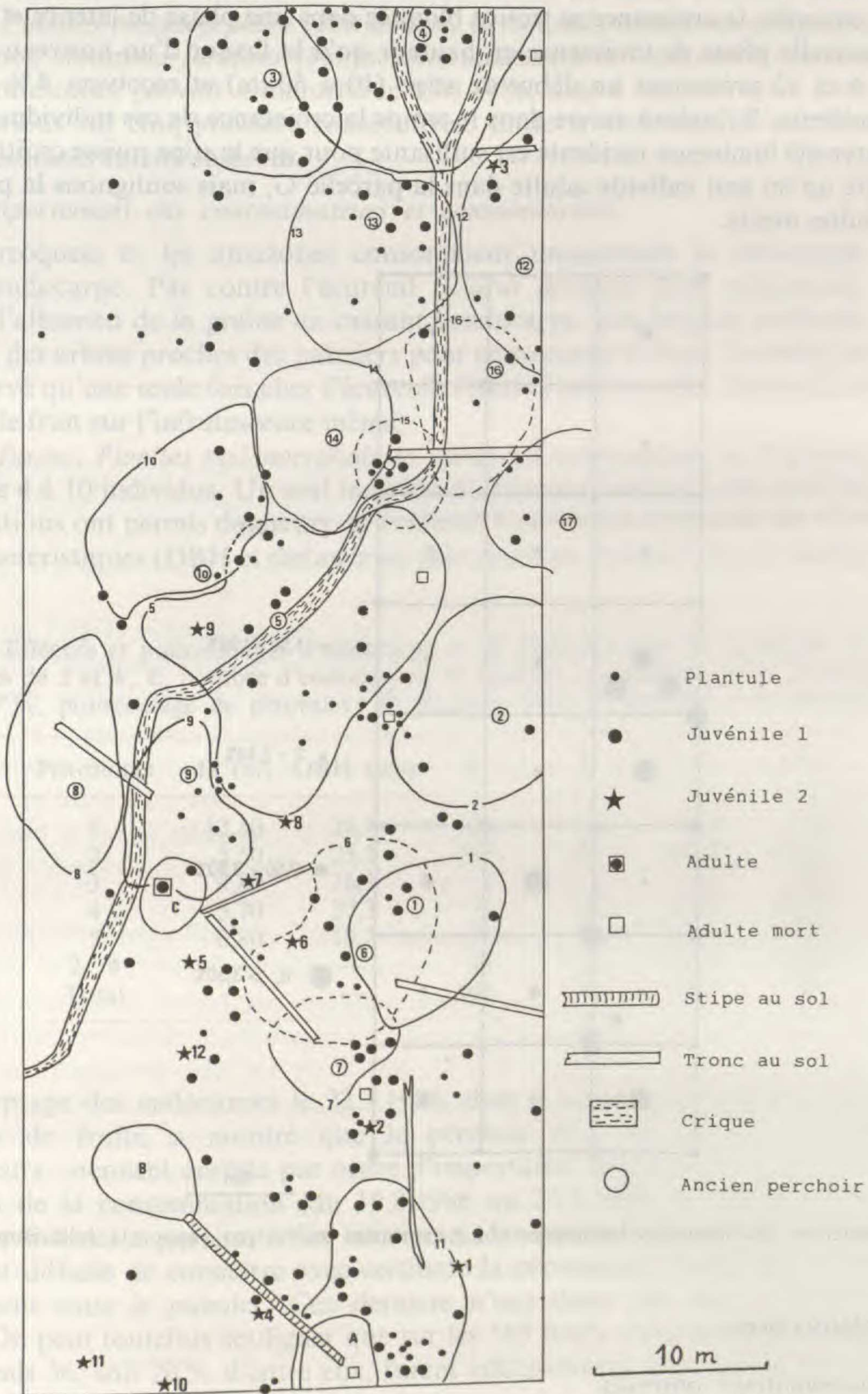


Fig. 5. — Cartographie des individus de la population de *Jessenia bataua* subsp. *oligocarpa*.

son stipe atteint 6 m. Les espèces cicatricielles ayant reconstitué la voûte avant que le stipe n'atteigne la canopée, la croissance se trouve bloquée dans une phase de latence et il ne pourra initier une nouvelle phase de croissance en hauteur qu'à la faveur d'un nouveau chablis. Les individus 5, 6 et 12 présentent un début de stipe (10 à 50 cm) et reçoivent 4 % de l'énergie lumineuse incidente. Il faudrait suivre dans le temps la croissance de ces individus pour savoir si 4 % de l'intensité lumineuse incidente est suffisante pour que le stipe puisse croître.

Il n'existe qu'un seul individu adulte dans la parcelle G, mais soulignons la présence de 5 souches d'adultes morts.

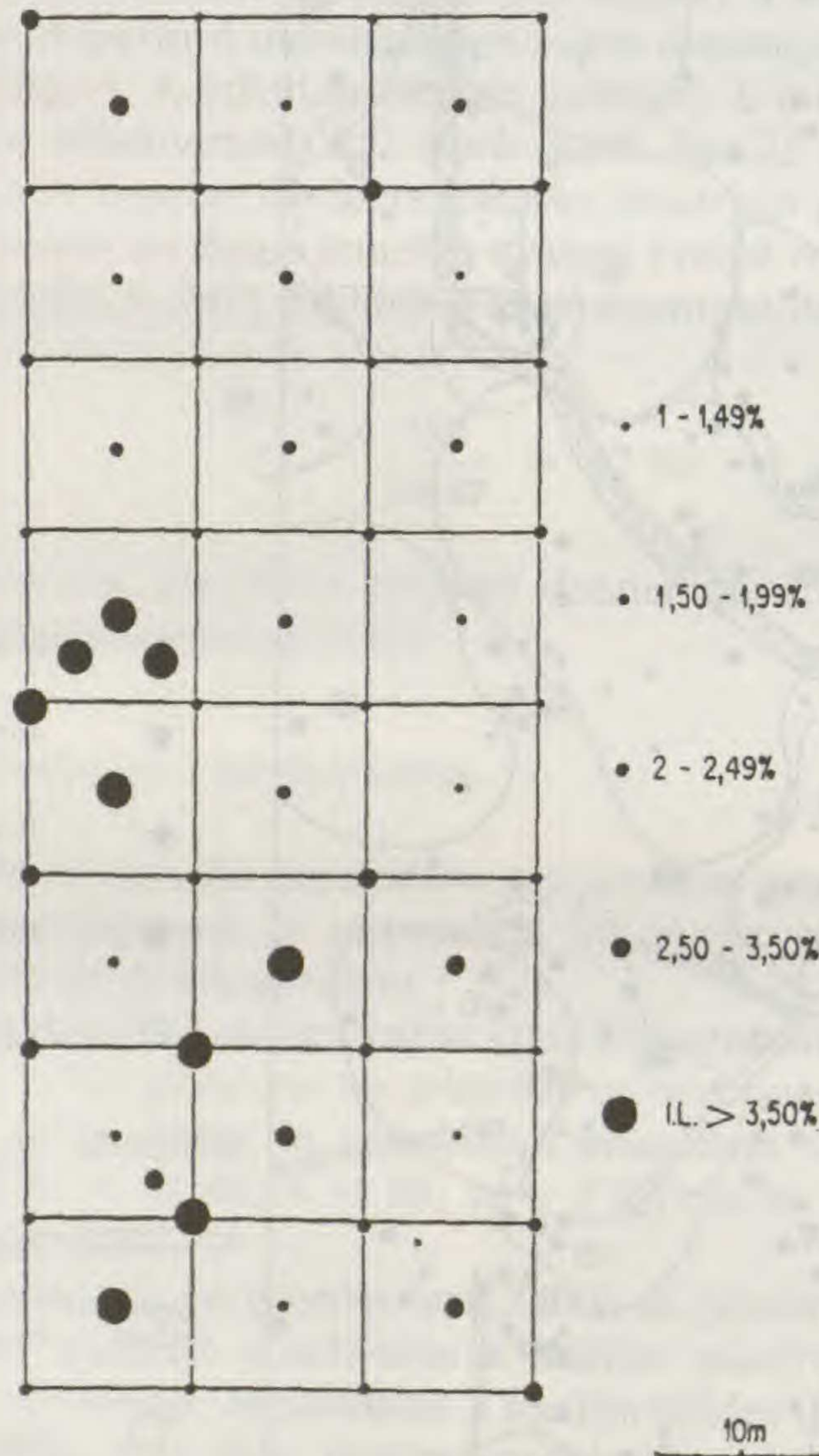


Fig. 6. — Répartition des intensités lumineuses (I.L.) exprimées en %, par rapport à celle enregistrée en plein découvert.

4. DISSÉMINATION.

— *Consommateurs observés.*

Une première observation qualitative les 14 et 15.7.1986 sous un adulte producteur de 20 m de hauteur et porteur d'une infrutescence âgée ne comptant plus que quelques fruits, nous

a permis de reconnaître les différents consommateurs. Ce sont : *Pionus fuscus* (*Psittacidae*, perroquet), *Pionites melanocephala* (*Psittacidae*, perroquet), *Amazona ochrocephala* (*Psittacidae*, amazone), *Amazona farinosa* (*Psittacidae*, amazone) et l'écureuil *Sciurus aestuans*. Une seconde infrutescence parvint à maturité le 19.8.1986, date à laquelle nous avons commencé nos observations sur cinq journées consécutives. Entre le 19.8.1986 et le 23.8.1986 seuls *P. fuscus* et *S. aestuans* furent observés.

— *Comportement des consommateurs et consommation.*

Les perroquets et les amazones consomment uniquement le mésocarpe du fruit et relâchent l'endocarpe. Par contre l'écureuil *Sciurus aestuans* peut consommer en plus du mésocarpe, l'albumen de la graine en cassant l'endocarpe. Les oiseaux préfèrent se poser sur les branches des arbres proches des palmiers pour consommer le fruit. Le même comportement n'a été observé qu'une seule fois chez l'écureuil. Celui-ci peut en effet descendre au sol ou bien consommer le fruit sur l'infrutescence même.

Pionus fuscus, *Pionites melanocephala* et *Amazona ochrocephala* se déplacent en groupes constitués de 4 à 10 individus. Un seul individu d'*Amazona farinosa* a été observé le 14.7.1986. Nos observations ont permis de mettre en évidence 5 perchoirs numérotés de 1 à 5 (P1 à P5) et dont les caractéristiques (DBH et distance au palmier) sont indiqués dans le Tableau 4.

TABLEAU 4 : Effectifs et pourcentages d'endocarpe et de plantules sous les perchoirs. (2 4, partie des couronnes de 2 et 4; E, nombre d'endocarpes; P, nombre de plantules; E %, pourcentage d'endocarpes; P %, pourcentage de plantules; D, distance entre le perchoir et le palmier).

PERCHOIRS	D (m)	DBH (cm)	E	P	E %	P %
1	12,50	28,6	28	16	7,69	7,34
2	5,50	25,1	147	103	40,39	47,25
3	9,80	26,1	7	6	1,92	2,75
4	5,70	27,3	70	35	19,23	16,06
5	0,80	10,2	57	33	15,66	15,14
2 4	—	—	55	25	15,11	11,46
Total	—	—	364	218	100	100

Le comptage des endocarpes le 22.7.1986, date à laquelle la première infrutescence ne portait plus de fruits, a montré que le perchoir n° 2 est le plus fréquenté par les consommateurs; viennent ensuite par ordre d'importance décroissante les perchoirs 4, 5 et 1. L'estimation de la consommation (du 19.8.1986 au 23.8.1986, cf. Tableau 5) confirme ces résultats. Du fait de la proximité des couronnes des perchoirs 2, 4 et 5 (cf. Fig. 7) avec le palmier il est difficile de connaître avec certitude la provenance exacte des endocarpes situés immédiatement sous le palmier. Ces derniers n'ont donc pas été comptabilisés dans le Tableau 4. On peut toutefois souligner que sur les 163 fruits consommés en grande partie par *P. fuscus*, seuls 36, soit 20 % d'entre eux, furent effectivement consommés sur l'infrutescence (cf. Tableau 5).

Nous avons dénombré 417 endocarpes sous le palmier (surface de 4 m²) et seulement 8 plantules. Cette très faible densité en plantules a été observée sous d'autres adultes. Toutefois

TABLEAU 5 : Consommation journalière (en nombre de fruits) et consommateurs des fruits de *Jessenia bataua* subsp. *oligocarpa* (du 19.8.1986 au 23.8.1986) sur chaque perchoir et sur le palmier.

Date	Perchoirs					Palmier	<i>Pionus fuscus</i>	<i>Sciurus aestuens</i>
	1	2	3	4	5			
19	2	20	1	12	4	7	45	1
20	0	48	0	2	0	6	54	2
21	0	22	0	1	2	8	29	4*
22	0	16	0	1	0	7	18	6
23	0	4	0	0	0	0	4	0
Total	2	110	1	16	6	28	150	13

(*) : dont 2 endocarpes rongés.

ce phénomène ne se répète pas chaque fois. Les raisons d'un faible taux de germination sous certains *Jessenia* adultes mériteraient d'être recherchées.

A l'exception de P5, les perchoirs sont des arbres de la canopée (DBH > 20 cm). Les perchoirs 2 et 4 sont à la fois les plus proches du palmier et les plus fréquentés. P1 se situe au pôle distal d'un chablis (RIERA, 1983) et de ce fait beaucoup plus accessible que P3 dont la distance au palmier est pourtant plus faible. Pour cette raison, les perroquets et les amazones s'y perchent plus fréquemment que sur P3. Enfin, le taux de fréquentation relativement élevé de P5 est uniquement dû à la très faible distance (0,80 m) qui le sépare du palmier.

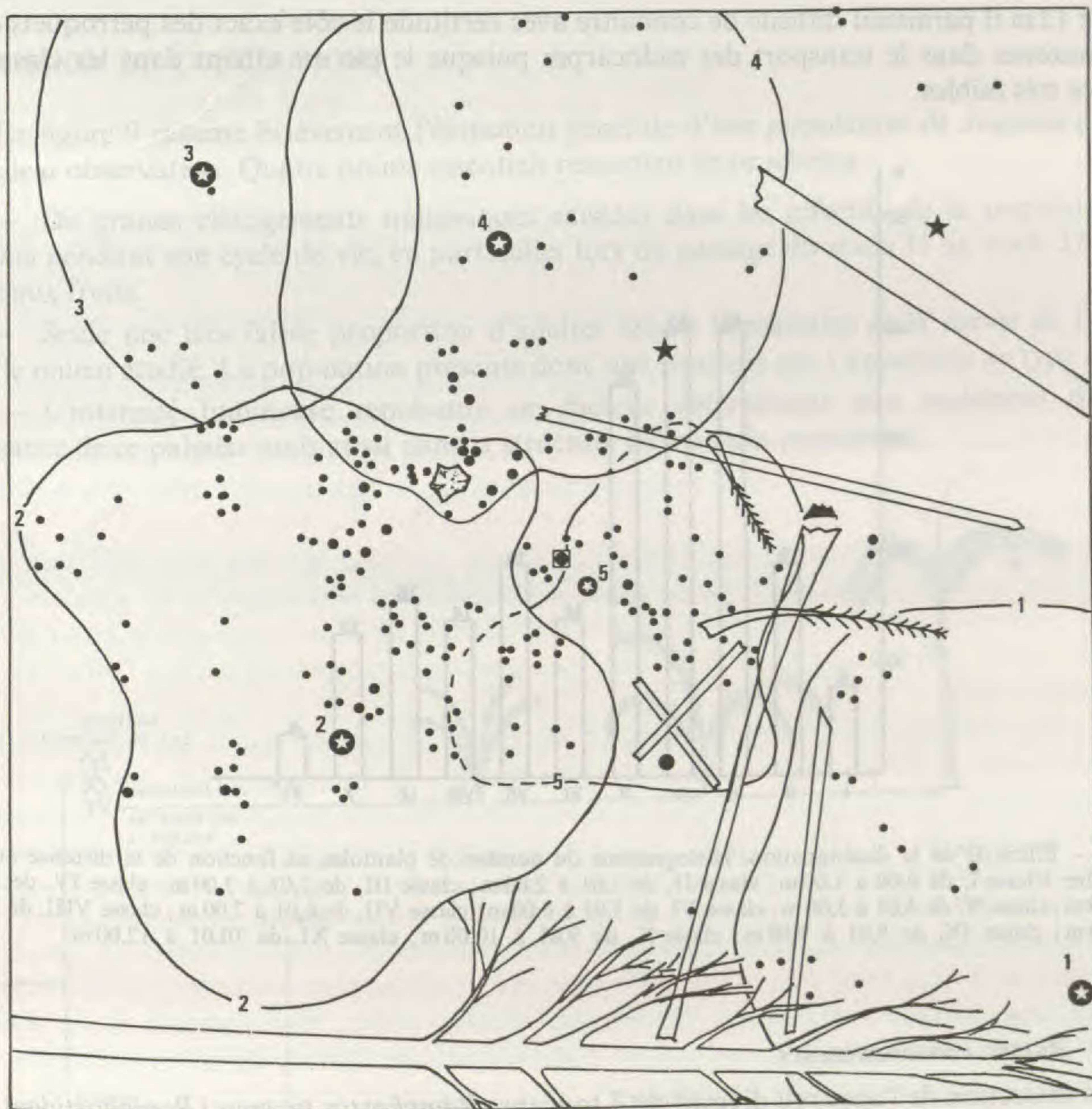
En résumé, les perchoirs sont des arbres de la voûte forestière situés à une distance du palmier producteur comprise entre 5,50 et 12,50 m; les arbres les plus proches étant les plus fréquentés.

Les plantules suivent une distribution agrégative ($S^2/x = 5,09$ significatif pour $p = 5\%$) qui se traduit par la présence de trois grands ensembles. Ces derniers sont bien délimités dans un plan, par la projection au sol des couronnes des trois principaux perchoirs P2, P4 et P5 (Fig. 7). Enfin, la fréquence des endocarpes et celle des plantules sous les perchoirs ne diffèrent pas de façon significative ($X^2 = 1,47$; $p = 1\%$; ddl = 5). Le type de répartition spatiale des plantules est donc, dans ce cas, directement induit par le comportement des consommateurs.

Dans la parcelle, nous avons recherché les anciens perchoirs possibles proches des 5 souches mortes de *Jessenia* en nous basant sur leurs caractéristiques citées plus haut (DBH > 20 cm, distance < 10 m). La figure 5 montre que la répartition des individus est en grande partie due aux perchoirs probables. L'arbre n° 9 semble servir de perchoir pour les consommateurs visitant le pied adulte. Les résultats obtenus lors de nos observations des consommateurs se vérifient donc également en parcelle G par la cartographie des individus.

— Efficacité de la dissémination par les perroquets et les amazones.

La dissémination a été estimée en regroupant les plantules par classes de distance par rapport au pied producteur (cf. Fig. 8). Il apparaît un pic au niveau des classes > 2-3 m (N = 40), > 3-4 m (N = 40) et > 4-5 m (N = 35). Seules 4 plantules se situent entre 10 et 12 m. Au-



- 5m
- N → S
- Plantule à feuilles bifides
 - Plantule à feuilles quadrifides
 - Juvénile 1
 - ★ Juvénile 2
 - Pied adulte
 - ☆ Souche d'un arbre mort
 - ▭ Tronc au sol
 - ⊛ Perchoir

Fig. 7. — Cartographie des plantules sous un pied producteur de *Jessenia bataua* subsp. *oligocarpa*.

delà de 12 m il paraissait difficile de connaître avec certitude le rôle exact des perroquets et/ou des amazones dans le transport des endocarpes puisque le pic est atteint dans les classes de distance très faibles.

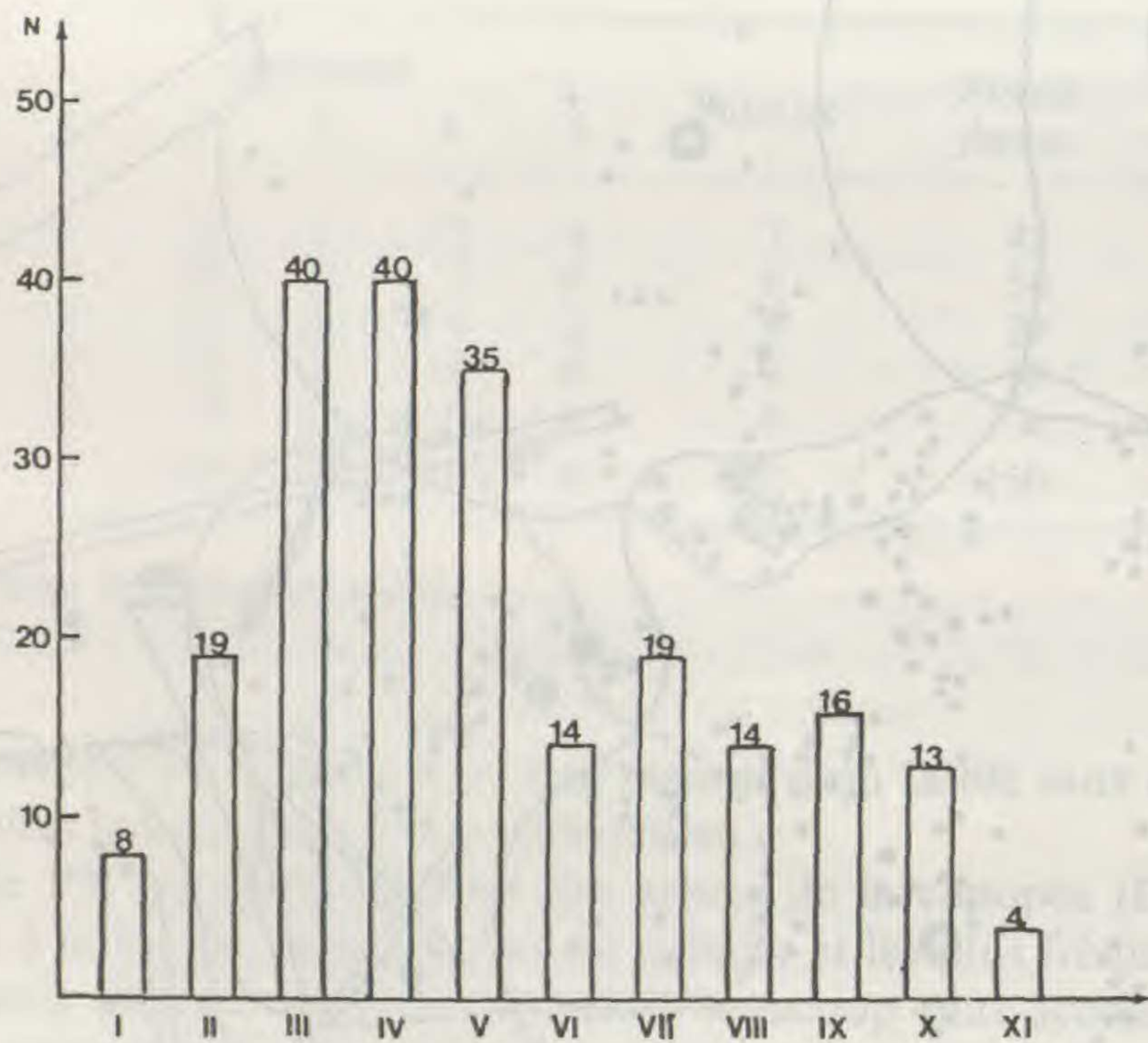


Fig. 8. — Efficacité de la dissémination. Histogramme du nombre de plantules en fonction de la distance au pied adulte. Classe I, de 0,00 à 1,00 m; classe II, de 1,01 à 2,00 m; classe III, de 2,01 à 3,00 m; classe IV, de 3,01 à 4,00 m; classe V, de 4,01 à 5,00 m; classe VI, de 5,01 à 6,00 m; classe VII, de 6,01 à 7,00 m; classe VIII, de 7,01 à 8,00 m; classe IX, de 8,01 à 9,00 m; classe X, de 9,01 à 10,00 m; classe XI, de 10,01 à 12,00 m.

— *Autres consommateurs.*

La dissection de l'appareil digestif de 2 toucans, *Ramphastos tucanus* (*Ramphastidae*), lors d'une mission sur l'Armontabo en mai 1985 (affluent de l'Oyapock, cf. Fig. 1) a permis de constater la présence de deux endocarpes de *Jessenia* dans le jabot. Le toucan consomme le péricarpe du fruit et régurgite l'endocarpe. Le maraillle, *Penelope marail* (*Galliforme cracidae*), consomme également les fruits de ce palmier (CHARLES-DOMINIQUE, comm. pers.).

HOWE & SCHUPP (1985) dans leur étude sur la dissémination des graines de *Virola surinamensis* (*Myristicaceae*), à Panama, ont montré que les toucans, *Ramphastos sulfuratus* et *R. swainsonii*, ainsi que le maraillle *Penelope purpurascens*, transportent fréquemment les graines sur une distance supérieure à 20 m. Nous avons effectué des observations analogues sur le lieu d'étude à propos de *Virola surinamensis* et *Ramphastos tucanus*. Il est donc probable que le toucan et le maraillle soient également, pour les fruits de *Jessenia*, des disséminateurs plus efficaces que ne le sont les perroquets et les amazones.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

La figure 9 résume brièvement l'évolution générale d'une population de *Jessenia* dans la parcelle d'observation. Quatre points essentiels ressortent de ce schéma :

— De grands changements numériques existent dans les effectifs de la population de *Jessenia* pendant son cycle de vie, en particulier lors du passage du stade J1 au stade J2 et des fleurs aux fruits.

— Seule une très faible proportion d'adultes assure le maintien et la survie de l'espèce dans le milieu étudié. La population présente donc une stratégie qui s'apparente au type r.

— L'intensité lumineuse représente un facteur déterminant non seulement dans la croissance de ce palmier mais aussi dans la structure même de la population.

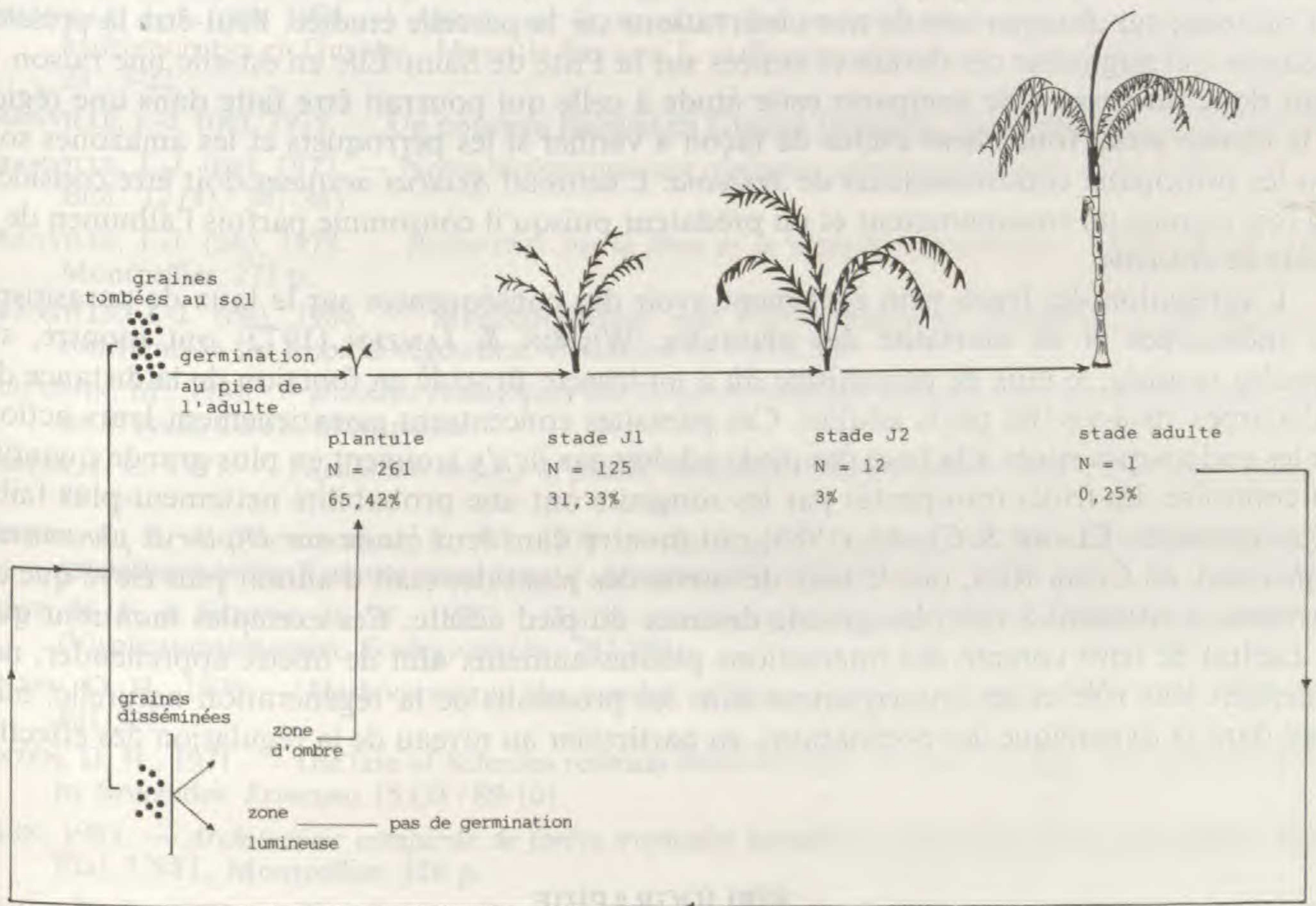


Fig. 9. — Évolution d'une population de *Jessenia bataua* subsp. *oligocarpa* ; les % sont ceux observés en parcelle G.

Quelles sont les causes de la forte mortalité des plantules et des stades juvéniles ? Bien que encore inconnues, elles doivent être recherchées parmi les besoins énergétiques requis pour le passage d'un stade à l'autre.

Cette hypothèse devrait être testée en conditions expérimentales contrôlées, mais aussi *in situ*, de façon à connaître les besoins nécessaires à la germination (intensité lumineuse, profil hydrique) et à la croissance.

Notre méthode est basée, non sur l'âge des palmiers, difficile à estimer, mais sur des phases écomorphologiques correspondant à des phases de croissance. La signification de ces phases, notamment des phases de latence que connaît cette espèce au cours de son cycle de développement, pourrait être précisée par une meilleure connaissance de l'influence des facteurs du milieu, en particulier de l'intensité lumineuse sur les taux de croissance.

Les perroquets, *Pionus fuscus*, *Pionites melanocephala* et les amazones *Amazona farinosa* sont, d'après nos observations, les principaux consommateurs de fruits de *Jessenia*. Par leur comportement, ils provoquent la distribution agrégative des plantules sous des arbres de la voûte forestière, proches du palmier producteur qu'ils utilisent comme perchoir. L'efficacité de la dissémination est de ce fait très faible puisque les plantules se situent, en majorité, à une distance comprise entre 2 et 5 m du pied producteur. Si les toucans *Ramphastos tucanus* et les maraillles *Penelope marail* sont connus pour être des consommateurs de fruits de *Jessenia* et vraisemblablement des disséminateurs efficaces pour d'autres espèces, nous n'avons pas noté leur présence sur *Jessenia* lors de nos observations sur la parcelle étudiée. Peut-être la pression de chasse qui augmente ces dernières années sur la Piste de Saint-Élie en est-elle une raison. Il serait donc intéressant de comparer cette étude à celle qui pourrait être faite dans une région où la chasse serait totalement exclue de façon à vérifier si les perroquets et les amazones sont bien les principaux consommateurs de *Jessenia*. L'écureuil *Sciurus aestuens* doit être considéré à la fois comme un consommateur et un prédateur puisqu'il consomme parfois l'albumen de la graine de *Jessenia*.

L'agrégation des fruits peut également avoir des conséquences sur le taux de parasitisme des endocarpes et de mortalité des plantules. WILSON & JANZEN (1972) ont montré, sur *Scheelea rostrata*, le taux de parasitisme dû à un insecte Brucidé en fonction de la distance des endocarpes vis-à-vis des pieds adultes. Ces parasites concentrent essentiellement leurs actions sur les endocarpes situés à la base des pieds adultes car ils s'y trouvent en plus grande quantité. Au contraire, les fruits transportés par les rongeurs ont une probabilité nettement plus faible d'être parasités. CLARK & CLARK (1984) ont montré dans leur étude sur *Dipteryx panamensis* (*Fabaceae*), au Costa Rica, que le taux de survie des plantules était d'autant plus élevé que ces dernières se situaient à une plus grande distance du pied adulte. Ces exemples montrent qu'il est capital de tenir compte des interactions plantes-animaux afin de mieux appréhender, non seulement leur rôle et ses conséquences dans les processus de la régénération naturelle, mais aussi dans la dynamique des populations, en particulier au niveau de la régulation des effectifs.

BIBLIOGRAPHIE

- BANNISTER, B. A., 1970. — Ecological cycle of *Euterpe globosa*. In ODUM, H. T. & PIGEON, R. F. (eds), *A tropical rain forest* : 299-314.
- BROWN, K. E., 1976. — Ecological studies on the Cabbage palm, *Sabal palmetto*. Dispersal predation and escape of seeds. *Principes* 20 : 49-55.
- BOULET, R., 1978. — Existence de systèmes à forte différenciation latérale en milieu ferrallitique guyanais : un nouvel exemple de couverture pédologique en déséquilibre. *Sc. sol* 2 : 75-82.
- BULLOCK, S. M., 1980. — The demography of an undergrowth palm in littoral Cameroun. *Biotropica* 12 (4) : 247-255.

- CHARLES-DOMINIQUE, P., ATRAMENTOWICZ, M., CHARLES-DOMINIQUE, M., GÉRARD, H., HLADICK, A., HLADICK, C.-M., PRÉVOST, M.-F., 1981. — Les mammifères frugivores arboricoles nocturnes d'une forêt guyanaise : inter-relations plantes-animaux. *Rev. Écol. (Terre Vie)* 35 : 341-435.
- CLARK, A. & CLARK, D. B., 1984. — Spacing dynamics of a tropical rain forest tree : Evaluation of the Janzen-Connell Model. *The American Naturalist* 124 (6) : 769-788.
- CORNER, E. J. H., 1966. — *The natural history of palms*. Weisdenfeld & Nicholson eds., London, 396 p.
- DIRZO, R. & SARUKHAN, J., 1984. — *Perspective on plant population ecology*. In DIRZO & SARUKHAN, Assoc. inc. Sunderland, Massachussets, 478 p.
- FORESTA, H. (DE), 1981. — *Premiers temps de la régénération naturelle après exploitation papetière en forêt tropicale humide : ARBOCEL, Guyane française*. Thèse 3^e cycle, USTL Montpellier, 113 p.
- GLANZ, W. E., THORINGTON, R. W. Jr, GIACOLONE, MADDEN, J., HEANEY, L. R., 1983. — Seasonal food use and demographic trends in *Sciurus granatensis*. In : *The Ecology of a tropical rain forest, Seasonal rythms and long term changes*, LEIGH, E. G. Jr, RAND, A. S., WINDSOR, A. M. (eds) : 239-251, Oxford University Press.
- GRANVILLE, J.-J. (DE), 1974. — Aperçu sur la structure des pneumatophores de deux espèces des sols hydromorphes en Guyane : *Mauritia flexuosa* L. et *Euterpe oleracea* L. *Cah. ORSTOM*, ser. Biol., 23 : 3-22.
- GRANVILLE, J.-J. (DE), 1975. — Un nouveau Palmier en Guyane française. *Adansonia*, ser. 2, 14 : 553-559.
- GRANVILLE, J.-J. (DE), 1977. — Notes biologiques sur quelques palmiers guyanais. *Cah. ORSTOM*, ser. Biol. 12 (4) : 347-363.
- GRANVILLE, J.-J. (DE), 1978. — *Recherches sur la flore et la végétation guyanaises*. Thèse d'État, USTL Montpellier, 272 p.
- GRANVILLE, J.-J. (DE), 1984. — Monocotyledons and Pteridophytes as indicators of environmental constraints in the tropical vegetation. *Candollea* 39 : 265-269.
- GUILLOTIN, M., 1981. — *Données écologiques sur les petits rongeurs forestiers de Guyane française*. Thèse de 3^e cycle, USTL, Montpellier.
- HARPER, J. L., 1977. — *Population biology of plants*. Academic Press, London, New York, San Francisco, 891 p.
- HEANEY, L. R. & THORINGTON, R. W., 1978. — Ecology of neotropical red tailed squirrel *Sciurus granatensis* in the Panama canal zone. *J. Mammal* 59 : 846-851.
- HOWE, H. F. & SCHUPP, E. W., 1985. — Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (*Virola surinamensis*). *Ecology* 66 (3) : 781-791.
- JANZEN, D. H., 1970. — Herbivores and the number of trees species in tropical forests. *Am. Nat.* 104 : 501-528.
- JANZEN, D. H., 1971. — The fate of *Scheelea rostrata* fruits beneath the parent trees : predispersal attacks by Bruchides. *Principes* 15 (3) : 89-101.
- KAHN, 1983. — *Architecture comparée de forêts tropicales humides et dynamique de la rhizosphère*. Thèse État, USTL, Montpellier, 426 p.
- KILTIE, R. A., 1981. — Distribution of palm fruits on a rain forest floor : why white-lipped peccaries forage near objects. *Biotropica* 13 (12) : 141-145.
- LESCURE, J. P., PUIG, H., RIERA, B., LECLERC, D., BEEKHAN, G., BENETEAU, A., 1983. — La phytomasse épigée d'une forêt dense en Guyane française. *Acta Œcologica, Œcol. Gener.*, 4 (3) : 237-251.
- OLDEMAN, R. A. A., 1974. — Écotopes des arbres et gradients écologiques verticaux en forêt guyanaise. *La terre et la Vie* 28 : 487-520.
- PRÉVOST, M. F., 1981. — Mise en évidence de graines d'espèces pionnières dans le sol de forêt primaire en Guyane. *Turrialba* 31 (2) : 121-127.
- PUIG, H., 1979. — Production de litière en forêt guyanaise : résultats préliminaires. *Bull. Soc. Hist. nat. Toul.* 119 (3-4) : 338-345.

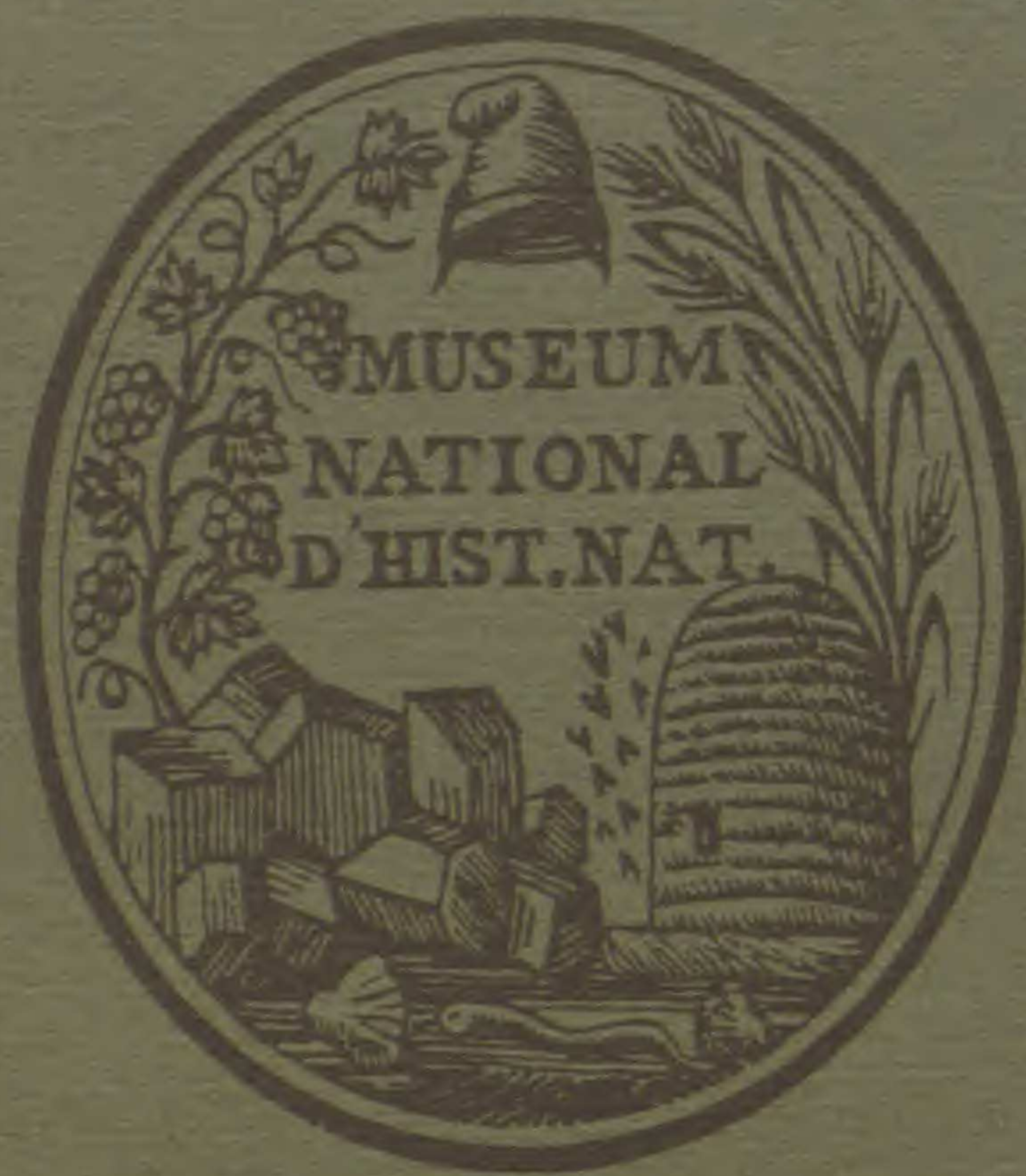
- PUIG, H. & LESCURE, J. P., 1981. — Étude de la variabilité floristique dans la région de la piste de Saint-Élie. *Bull. ECEREX* 3 : 25-29.
- RABOTNOV, T. A., 1964. — The biology of monocarps perenial meadow plants. *Bull. Moscow. Soc. Nat.* 69 : 57-66.
- RABOTNOV, T. A., 1978. — Structure and methods of studying coenoti population of perennial herbaceous plants. *J. Ecol.* 9 : 99-105.
- RIERA, B., 1983. — *Chablis et cicatrisation en forêt guyanaise*. Thèse de 3^e cycle, U.P.S., Toulouse.
- SABATIER, D., 1983. — *Fructification et dissémination en forêt guyanaise. L'exemple de quelques espèces ligneuses*. Thèse de 3^e cycle, USTL, Montpellier, 238 p.
- SARUKHAN, J., 1974. — Studies on plant demography, *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L., *R. acris* L. II. Reproductive strategies and seeds population dynamics. *J. Ecol.* 62 : 151-177.
- SARUKHAN, J., 1978. — Studies on demography of tropical trees. In TOMLINSON, P. B. & ZIMMERMAN, M. M. (eds), *Tropical trees as living systems*, Cambridge University Press : 163-184.
- SARUKHAN, J. & HARPER, J.L., 1973. — Studies on plant demography, *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L., *R. acris* L. I. Population flux and survivorship. *J. Ecol.* 61 : 675-707.
- SARUKHAN, J. & GADGIL, M., 1974. — Studies on plant demography, *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L., *R. acris* L. III. A mathematical model incorporating multiple of reproduction. *J. Ecol.* 62 : 921-936.
- SAVAGE, A. J. P. & ASHTON, P. S., 1983. — The population structure of the double coconut and other Seychelles Palms. *Biotropica* 15 (1) : 15-25.
- SILVERSTOWN, J. W., 1982. — *Introduction to plant population ecology*. Longman (eds.), 209 p.
- SIST, P., 1985. — *Régénération et dynamique des populations de quelques espèces de palmiers guyanais*. DEA, Université P.& M. Curie, Paris VI, 60 p.
- SMYTHE, N., 1978. — The natural history of the central agouti (*Dasyprocta punctata*). *Smithson. Contrib. Zool.* 257 : 1-52.
- VAN VALEN, L., 1975. — Life death and energy of a tree. *Biotropica* 7 : 259-269.
- WHITE, J. & HARPER, J. L., 1970. — Correlated change in plant size and number plant population. *J. Ecol.* 58 : 467-487.
- WILSON, D. E. & JANZEN, D. H., 1972. — Predation of Scheelea palm seed by Bruchids beetles : seed density and distance from parent palms. *Ecology* 53 : 954-959.

Achévé d'imprimer le 15 janvier 1988.

Le Bulletin du 2^e trimestre de l'année 1987 a été diffusé le 30 octobre 1987.

IMPRIMERIE NATIONALE

7 564 003 5



GK
B922

BULLETIN
du MUSÉUM NATIONAL
d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION **B**

ADANSONIA

botanique

phytochimie

4^e SÉRIE T. 9 1987 N° 4